ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1979 № 3

УДК 56.01

Н. П. ПАРАМОНОВА

О КЛАССИФИКАЦИИ ЯВЛЕНИЙ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Отсутствие общей классификации явлений внутривидовой изменчивости мешает однозначному их пониманию и четкости исследований. Так, нередко возрастные изменения описываются как «возрастная изменчивость». Предложена как один из возможных вариантов таблица типов и наиболее часто изучаемых форм внутривидовой изменчивости На материале по неогеновым и четвертичным двустворчатым моллюскам Восточного Паратетиса показаны примеры их выявления.

Чарльз Дарвин, посвятивший первые две главы своего знаменитого труда внутривидовой изменчивости, первым показал необходимость ее изучения для понимания истории развития органического мира. По Р. Левонтину (1978), сущность совершенного Дарвином переворота в биологии заключается в замене метафизического взгляда на изменчивость организмов материалистическим. Современная синтетическая теория эволюции также придает огромное значение изменчивости организмов. Она по существу «опирается на два фактора, рассматривая разнообразие и гармоническую адаптацию органического мира как результат постоянной изменчивости и отбирающего воздействия среды» (Майр, 1968, стр. 17). Тщательное изучение внутривидовой изменчивости, кроме понимания вопросов эволюции, важно также для установления систематического положения тех или иных групп организмов (Майр и др., 1956) и при разработке геологических проблем: для выяснения условий осадконакопления в различное геологическое время, для биостратиграфических и других исследований (Невесская, 1967; Давиташвили, 1970).

В литературе, преимущественно биологической, описаны очень многие типы, формы, категории, проявления внутривидовой изменчивости. Некоторые из них являются синонимами, некоторые понимаются неоднозначно. Как показал А. Л. Зеликман (1966), изменчивостью нередко называют существенно различающиеся явления — процессы, состояния, отношения.

В предложенных классификациях те или иные явления изменчивости оцениваются и группируются авторами весьма различно и поэтому трудно сопоставимы. В ряде случаев рассматривается только внутрипопуляционная изменчивость, среди которой, по Э. Майру, Э. Линсли и Р. Юзингеру (1956), типами изменчивости являются ненаследственная и наследственная, а по А. В. Яблокову (1966) — структурная, функциональная и этологическая. Как отмечает С. А. Мамаев (1972), классификацию изменчивости можно проводить с различных позиций. Однако нецелесообразно при этом допускать смешение различных подходов, что, например, по справедливому замечанию Яблокова (1966), имеет место даже в классификации Майра (Мауг, 1963), где в одном плане рассматриваются явления хронографической, экологической и индивидуальной изменчивости. И хотя любая классификация изменчивости, как указывает С. С. Шварц (1963),

будет в какой-то степени односторонней и формальной, она необходима. Нельзя не согласиться с Яблоковым (1966) в том, что отсутствие достаточно подробной общей классификации явлений изменчивости мешает четкости исследования ее отдельных форм и проявлений. Последнее особенно касается палеонтологических исследований.

В литературе нет общепринятого определения понятия «внутривидовой изменчивости». Одно из наиболее полных определений дал Мамаев (1972, стр. 14), который понимает ее как «проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, фиксируемых в один и тот же отрезок времени». Однако под внутривидовой изменчивостью следует понимать проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, не связанное с возрастными и сезонными изменениями или половым диморфизмом и фиксируемое не только для одного отрезка времени, но и во времени. Дарвин (1939, стр. 115) подчеркивал, что «особи, принадлежащие к одному и тому же виду, нередко, как всякому известно, представляют большие различия в строении, *независимо от изменчивости* (курсив наш.— *Н. П.*), как, например, у двух полов различных животных, или трех каст бесплодных самок и рабочих насекомых и в неразвитом или личиночном состоянии у многих низших животных». Из перечисленных Дарвином явлений следует исключить лишь касты колониальных насекомых, которые относятся к явлениям модификационной изменчивости. Таким образом, при исследовании собственно изменчивости следует вычленять различия признаков, связанные с перечисленными явлениями. Интересно, что еще В. В. Станчинский (1927) выделил их в особую «циклическую изменчивость». Если таковые имеются, то изменчивость этих признаков следует отдельно исследовать для особей различного возраста, для самцов, самок и т. д. Авторы, описывающие, например, «возрастную изменчивость», нередко в действительности рассматривают возрастные изменения, которым подвержены все особи вида. Выявление возрастных изменений, конечно, очень важно. Но это не возрастная изменчивость, характеризующая изменчивость того или иного признака на одинаковых стадиях онтогенеза. В связи с этим очень правильно заключение Яблокова (1966, стр. 188), что «при подробном исследовании, возможно, точнее говорить не о возрастной, половой и т. д. изменчивости, а о различиях в величине изменчивости в разных возрастных, половых, генерационных и пр. выборках».

Представляется, что типами внутривидовой изменчивости, важными с эволюционной точки зрения, следует считать, согласно Майру (1968), индивидуальную и групповую изменчивость. Интересно, что еще Ю. А. Филипченко (1934) рассматривал эти два типа как особые категории внутривидовой изменчивости[1], а по В. В. Станчинскому (1927), они составляют дифференциальную или поступательную изменчивость (выделенную им в отличие от указанной выше «циклической изменчивости»).

Индивидуальная изменчивость характеризует различия между индивидуумами одной популяции (внутрипопуляционная изменчивость), групповая — различия между популяциями или различия между группами популяций. Представляется, что в составе групповой изменчивости кроме обычно выделяемой межпопуляционной следует рассматривать также подвидовую. Подвид, состоящий из группы популяций, имеет определенный ареал, свою тенденцию в развитии и отличается от других подвидов относительно устойчивыми наследственными морфофизиологическими признаками. Как указывает К. М. Завадский (1968, стр. 229, 332), формирование

[1] На необходимость различия этих видов изменчивости Ю. А. Филипченко указывал еще в 1923 г. в работе «Изменчивость и методы ее изучения». Он отмечал, что они характеризуют изменчивость как состояние; кроме того, изменчивость необходимо рассматривать и как процесс. В последующих изданиях той же работы (1929, 1978) дана соответствующая классификация изменчивости.

подвидов «есть, с одной стороны, способ приспособления данного вида к новым типам местообитаний и к новым географическим областям, но с другой — свидетельствует о далеко зашедших центробежных тенденциях, ведущих к образованию и обособлению новых видов... Нельзя определять подвид как реакцию вида только на современные условия и умалчивать о его исторической и генетической обусловленности».

Изучение подвидовой изменчивости особенно важно для палеонтолога, так как выявлять популяции на палеонтологическом материале удается гораздо реже, чем подвиды (кстати, по принятой в Палеонтологическом институте АН СССР инструкции по описанию видов изменчивость описывается для каждого подвида).

Прослеживание изменчивости подвидов во времени может дать важную информацию о тенденциях в развитии вида. Хотя Майр (1968) считает подвид категорией, совершенно неподходящей для обсуждения вопросов эволюции, однако и он признает эволюционное значение подвида, когда последний совпадает с географическим изолятом.

Эти типы и подтипы внутривидовой изменчивости могут рассматриваться в самых различных аспектах. Яблоков (1966) справедливо отметил, что индивидуальная изменчивость может быть хронографической и экологической. То же самое можно сказать и о групповой изменчивости. Таким образом, остальные многочисленные формы изменчивости можно рассматривать как различные формы проявления указанных типов внутривидовой изменчивости (или внутривидовой изменчивости в целом). Ниже приведена группировка наиболее часто изучаемых форм изменчивости по различным признакам. Некоторые формы изменчивости могут быть детализированы. Например, в группе форм изменчивости, выделенных по характеру исследованных признаков, чаще всего изучается морфологическая изменчивость. Здесь может быть рассмотрена изменчивость любых признаков.

Внутривидовая фенотипическая изменчивость

I. Типы изменчивости

Индивидуальная (внутрипопуляционная)
Групповая: межпопуляционная
подвидовая

II. Формы изменчивости

1. По характеру исследуемых признаков:
   Морфологическая (структурная)
   Физиологическая (функциональная)
   Этологическая (изменчивость поведения) и др.
2. По характеру проявления признаков:
   Непрерывная (количественная, рядовая)
   Прерывистая (качественная, альтернативная)
3. По связи с различными стадиями онтогенеза (возрастная):
   Изменчивость на ранних стадиях онтогенеза
   Изменчивость на поздних стадиях онтогенеза
4. По связи с полом:
   Половая
   Не связанная с полом
5. По характеру связей между различными признаками:
   Коррелятивная (корреляционная, соотносительная, связная, сопряженная, зависимая)
   Некоррелятивная
6. По связи с условиями среды:
   (Микро) экологическая (биотопическая)
   (Микро) географическая (топографическая)
7. По характеру проявления в пространстве
   Клинальная
   Дискретная
8. По характеру проявления во времени (хронографическая):
   Направленная
   Ненаправленная

9. По связи с наследственными факторами:
Наследственная (неопределенная, генотипическая, колеблющаяся), в том числе аналогическая по Дарвину или гомологическая по Вавилову
Ненаследственная (определенная, паратипическая, модификационная), в том числе морфозы и аккомодации

О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОМ МАТЕРИАЛЕ

(на примере двустворчатых моллюсков Восточного Паратетиса)

Как отмечалось выше, в палеонтологической литературе чаще встречаются неточности в описаниях явлений изменчивости. Последнее отчасти связано с тем, что палеонтологами уделяется еще недостаточно внимания изучению внутривидовой изменчивости.

Палеонтолог, как и в большинстве случаев биолог, может исследовать только фенотипическую изменчивость. Поэтому говорить о наличии видимой гено- и фенотипической изменчивости или выделять фенотипическую и возрастную изменчивость не совсем правильно (так как любая изменчивость, выделенная на палеонтологическом материале, является фенотипической). Иногда «индивидуальная изменчивость» описывается на основании изучения разрозненных во времени и пространстве немногочисленных выборок с малым числом экземпляров, по которым невозможно судить, представляют ли они одну палеопопуляцию или несколько. Исследование изменчивости на таком материале дает некоторую информацию лишь о внутривидовой изменчивости в целом, а не об индивидуальной. Нередко в палеонтологической литературе возрастные изменения рассматриваются как «возрастная изменчивость». При описании морфологической изменчивости количественных признаков цифровые их характеристики часто заменяются визуальными, что лишает возможности сравнения различных данных по изменчивости тех или иных групп ископаемых организмов.

Изучению внутривидовой изменчивости на палеонтологическом материале необходимо уделять большее внимание. Хотя специфика материала, с одной стороны, накладывает определенные ограничения на исследования в этом плане, но, с другой стороны, только на этом материале можно выявить реальные возможности перехода вариант индивидуальной изменчивости в изменчивость межпопуляционную и подвидовую. Естественно, что на ископаемом материале для индивидуальной изменчивости по характеру исследуемых признаков может быть изучена только морфологическая форма изменчивости. В связи с тем, что палеопопуляции обычно дают представление о как бы «усредненной» популяции или даже о нескольких последовательно существовавших близких популяциях (Невесская, 1975), палеонтолог практически не может исследовать проявления индивидуальной изменчивости во времени и пространстве, а также выявить связь ее с наследственными факторами. Эти формы изменчивости можно изучать только для явлений групповой изменчивости.

Возможности изучения внутривидовой изменчивости на ископаемом материале можно показать на примерах ее исследования у четвертичных и неогеновых двустворчатых моллюсков Восточного Паратетиса.

Ископаемые моллюски являются одной из благоприятных групп для изучения внутривидовой изменчивости, так как они нередко встречаются в достаточно большом числе и имеют хорошую сохранность. Лучше всего она изучена, пожалуй, у моллюсков из четвертичных и неогеновых полузамкнутых и замкнутых бассейнов, сменявших друг друга во времени. Она описывалась многими исследователями, начиная с работы Н. И. Андрусова (1891) и кончая публикациями последних лет (Ильина

и др., 1976). На примере двустворчатых моллюсков, которые нередко захоронялись недалеко от мест своего обитания, можно изучать все типы и многие формы внутривидовой изменчивости[2] (ввиду отсутствия полового диморфизма нельзя изучать половую изменчивость).

Представление об индивидуальной изменчивости можно получить на основании исследований раковин из одного слоя (из одного или нескольких местонахождений) при достаточно массовом материале. У двустворчатых моллюсков изучаются различные количественные признаки (удлиненность створок, выпуклость створок и др.). Для выявления амплитуды изменчивости количественных признаков и последующего сравнения ее у различных групп необходимо проводить хотя бы элементарную статистическую обработку цифрового материала (вычислять среднюю величину, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации). К сожалению, в ряде работ дается лишь визуальное описание изменчивости.

Особое внимание при исследовании внутрипопуляционной изменчивости следует обращать на характер распределения частот вариантов. Если они дают одновершинную нормальную кривую, то не следует крайние варианты рассматривать как различные виды или подвиды. Так, нами было показано, что среднесарматские «виды» Mactra podolica Eichw. (раковины с оттянутым, но не заостренным задним концом), M. naviculata Baily (раковины с сильно оттянутым и заостренным задним концом) и M. praecaspia Koles. (раковины меньших размеров, со слабо оттянутым и не заостренным задним концом) представляют собой варианты ряда индивидуальной изменчивости. Одновершинные кривые изменчивости различных признаков, в том числе наиболее важного для диагностики этих «видов» — удлиненности, обычно совместное их нахождение, распространение по всему бассейну при почти одинаковых пределах изменчивости, отсутствие их связи с различными географическими районами либо с особыми условиями обитания и преобладание переходных форм отрицают их подвидовую и видовую значимость. То же относится и к позднесарматским «видам» M. bulgarica Toula и M. crassicolis Sinz., которые также представляли крайние варианты ряда индивидуальной изменчивости M. bulgarica Toula от высокой треугольно-округлой раковины до удлиненной треугольно-овальной (Сидорова, 1960а). Оказалось, что сходным образом изменялась форма раковин у карангатских и современных Spisula subtruncata (Costa), однако на подвиды и виды они никогда не разделялись (Ильина и др., 1976). Л. С. Белокрыс (1963) показал, что в верхнесарматских отложениях с. Широкого на р. Ингулец (Украина) с типологических позиций можно было бы определить большое число «видов»: M. timida Zhizh., M. inflata Zhizh., M. firma Zhizh., M. luxata Zhizh., M. modesta Zhizh., M. supernaviculata Macar., M. rostrata Macar. Но непрерывные морфологические переходы между всеми этими формами, четкая одновершинность вариационных кривых по отдельным признакам показали наличие здесь одного очень изменчивого вида M. timida Zhizh.

Индивидуальная морфологическая изменчивость хорошо выявляется у всех двустворчатых моллюсков, но особенно она значительна у эпибионтных форм. Например, у сарматских и мэотических Mytilaster incrassatus Orb. очень вариабельны удлиненность раковины, степень изогнутости брюшного края, степень развития переднего края, степень развития зубчатости и др. (Ильина и др., 1976). Огромную индивидуальную изменчивость сарматских митилид отметила Е. М. Жгенти (1968) на материале из Грузии и Северного Кавказа. Повышенная индивидуальная изменчивость эпибионтных форм в значительной мере была связана с тем, что они,

---

[2] Списки литературы по изменчивости неогеновых и четвертичных двустворчатых моллюсков Восточного Паратетиса см.: Л. А. Невесская (1965, 1967, 1975), Л. Ш. Давиташвили (1970), Л. Б. Ильина и др. (1976).

как и современные, жили колониями, тесно примыкая друг к другу (Иванова, 1973).

Изменчивость количественных признаков, являющихся полигенными, всегда непрерывна.

Возрастная изменчивость специально исследовалась редко, хотя она несомненно имела место. На корреляционных таблицах зависимости между длиной левых створок некоторых среднесарматских мактр и их выпуклостью видно (Белокрыс, 1963, рис. 5—7), что амплитуда изменчивости выпуклости створок, испытывая некоторые колебания на разных возрастных стадиях, в общем изменялась мало. Интересно, что возрастные изменения этого признака выявляются очень хорошо: с возрастом увеличивалась выпуклость створок у Mactra podolica и M. vitaliana Orb.

Групповая межпопуляционная изменчивость изучалась у четвертичных (Невесская, 1967), сарматских (Парамонова, 1971) и мэотических двустворчатых моллюсков (Ильина и др., 1976). Например, у раннесарматского Cerastoderma praeplicata praeplicatum (Hilb.) на территории Устюртского залива существовали популяции с преобладанием особей со слабо выраженным разделением ребер на главные и вставочные, со сравнительно толстостенной, короткой и выпуклой раковиной. В Кубанском заливе (р. Кужора) отмечены наиболее удлиненные и заметно уплощенные особи со слабо намечающимся зиянием. В Борисфенском заливе (р. Конка) расселились кардииды с еще более уплощенной раковиной, со слабо выраженной макушкой. В северной части Галицийского залива встречались более укороченные и выпуклые формы с более четким разделением ребер на главные и вставочные. В популяции, обитавшей в южной половине Галицийского залива и относившейся уже к подвиду C. praeplicatum pseudoplicatum (Friedb.), ребра очень резко разделялись на главные и вставочные, последние были развиты гораздо слабее и начинались на столь большом расстоянии от макушки, что юные особи иногда можно принять за другой, позднее появившийся вид C. plicatum Eichw. При этом было установлено, что у популяций C. obsoletum ruthenicum (Hilb.), входивших в те же сообщества, что и популяции C. praeplicatum praeplicatum, внутрипопуляционная изменчивость была менее выраженной. Отмечаемые иногда до некоторой степени аналогичные изменения у них были гораздо менее значительны, например изменения выпуклости створок у форм, обитавших в Борисфенском заливе. Межпопуляционная изменчивость контролируется экологическими или географическими факторами. Но нередко разграничить эти факторы трудно, тогда приходится говорить об эколого-географической изменчивости.

Экологическая изменчивость выявлена для новоэвксинской Dreissena rostriformis (Desh.), которая была представлена двумя морфами, приуроченными к различным глубинам: морфой со слабовыпуклой раковиной и почти неразвитой биссальной выемкой на больших глубинах и морфой с более выпуклой раковиной и более резко развитой биссальной выемкой на меньших глубинах (Невесская, 1965). Различные морфы, представлявшие собой экологическую межпопуляционную изменчивость, отмечены и для других черноморских видов и подвидов двустворчатых моллюсков.

У раннесарматских Mactra eichwaldi eichwaldi Lask. из Устюртского залива отмечена географическая изменчивость: с продвижением с запада на восток форма их изменялась от удлиненной яйцевидноовальной до треугольно-округлой, киль приобретал бóльшую резкость, а заднее поле — бóльшую крутизну (Сидорова, 1960а). С запада на восток от Молдавии до Устюрта у того же подвида наблюдалось сближение пластинок зуба 2 в замке левой створки и увеличение степени их срастания. Частота выборок была недостаточна, чтобы сказать, была ли эта географическая изменчивость клинальной или дискретной (Сидорова, 1960б).

Сравнивая изменчивость по тем или иным признакам у популяций из различных временны́х интервалов, можно характеризовать ее во време-

ни, т. е. определить, была она направленной или ненаправленной. Так, у некоторых ранних популяций Cerastoderma praeplicatum praeplicatum в Кубанском заливе в конкское время внутрипопуляционная изменчивость была более значительной: кроме обычных форм с более или менее ясно выраженной неравномерностью развития ребер встречались створки с очень резко выраженной диспропорцией ребер. Таких экземпляров было гораздо меньше, и они были связаны с другими переходными формами. К. Г. Багдасарян (1974) выделила здесь пять различных вариантов, каждый из которых при морфотипическом подходе мог быть рассмотрен как самостоятельный вид. Со временем внутрипопуляционная изменчивость трансформировалась в межпопуляционную. В раннем сармате в Галицийском заливе возникли популяции, для которых резко выраженная диспропорция ребер стала характерным признаком. У популяций C. plicatum plicatum Eichw. одни признаки, такие как удлиненность, выпуклость, неравносторонность, оставались в целом более или менее стабильными, а другие, как общее число ребер, число ребер на закилевом поле, ширина межреберных промежутков в прикилевой части переднего поля, претерпевали изменения в сторону уменьшения. Таким образом, здесь можно говорить о направленной форме изменчивости по ряду признаков.

Групповую подвидовую изменчивость можно наблюдать на примере сарматского C. plicatum Eichw. Наиболее значительна она была у типового подвида, что особенно хорошо видно по числу ребер на переднем поле и по числу ребер на заднем поле. У других подвидов — latisulcum (Münst.), jammense (Hilb.), plicatofittoni (Sinz.) — она была менее выраженной. Во времени у всех подвидов отмечается направленная изменчивость в сторону уменьшения общего числа ребер и числа закилевых ребер. Изменчивость отношения ширины прикилевого ребра к ширине прикилевого межреберного промежутка у типового подвида со временем уменьшалась. У позднее появившегося подвида jammense она была столь же значительной, как в начале существования типового подвида, у других же, также позднее появившихся подвидов она была гораздо менее выраженной (Ильина и др., 1976, рис. 27). Указанные различия подвидовой изменчивости во времени говорят о различных тенденциях в развитии этих подвидов.

Для понимания особенностей эволюции тех или иных групп очень важно знать, какая часть фенотипической изменчивости была обусловлена наследственными факторами. Для ориентировки в этом вопросе необходимо учитывать данные по изменчивости у современных двустворчатых моллюсков. Раковины двустворчатых моллюсков очень пластичны, они могут меняться в зависимости от условий среды, т. е. для них нередко характерна ненаследственная, или модификационная, изменчивость.

Еще в 1898 г. В. Дэлл (Dall, 1898) описал многие ненаследственные вариации Ostrea virginica Gmelin. По его данным, особь, растущая в спокойной воде, имеет более широкую и округлую раковину; в зоне прилива или на сильном течении раковины становятся узкими, длинными, довольно прямыми; если особь растет в чистой воде на гальке или раковине, то нижняя створка у нее более углубленная, с более или менее резко выраженной радиальной ребристостью; у устриц, лежащих на илистом дне, раковина чаще не имеет ребер. Дэлл указал, что особи, перенесенные с одного места на другое, тотчас меняют свою внешность. Ненаследственные модификации двустворчатых моллюсков нередко описывались как особые виды. В качестве яркой иллюстрации обычно приводится работа Локара (Schnitter, 1922), который выделил в составе рода Anodonta во Франции 251 вид. Впоследствии эти локальные варианты были сведены в синонимику лишь двух видов.

Явления ненаследственной изменчивости необходимо учитывать на ископаемом материале. Так, у Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum, C. (P.) plicatum и C. (P.) fittoni при переходе от более грубых песчаных

грунтов к более тонким песчано-илистым размеры раковин нередко уменьшались, они удлинялись, становились более тонкостенными и неравносторонними, иногда намечалось слабое зияние. По-видимому, это были ненаследственные модификации (экотипы). В то же время в популяциях этих видов, сменявших друг друга во времени в течение раннего и среднего сармата, происходило уменьшение числа ребер и увеличение ширины межреберного промежутка в прикилевой части переднего поля. Эти изменения, несомненно, были генетически обусловленными. В ряде случаев здесь можно наблюдать переход вариант индивидуальной изменчивости в изменчивость групповую межпопуляционную и подвидовую. Примером может служить резко неравномерное развитие ребер вначале у отдельных особей C. (P.) praeplicatum (Hilb.), ставшее затем характерным признаком для более поздних популяций, образовавших подвид C. (P.) praeplicatum pseudoplicatum. Впоследствии именно этот подвид в результате исчезновения ослабленных вставочных ребер превратился в новый вид C. plicatum (Eichw.).

У представителей подрода Cerastoderma (Obsoletiforma), нередко существовавших в одних сообществах с C. (Plicatiforma), в раннем сармате групповая изменчивость была менее значительной. В среднем сармате она резко увеличилась, появилось много новых подвидов и видов, развивавшихся в самых различных направлениях. Здесь с большой долей уверенности можно полагать, что в начале среднего сармата произошли значительные изменения в условиях среды, оказавшиеся очень благоприятными для вскрытия накопленного большого резерва наследственной изменчивости у представителей подрода Obsoletiforma.

Исследователи давно пришли к выводу, что в неогеновых и четвертичных бассейнах Восточного Паратетиса при изоляции бассейнов и понижении их солености у переживших эвригалинных моллюсков нередко возрастал размах внутривидовой изменчивости, что приводило к усилению процессов формо- и видообразования. При этом чем более отклонялась соленость воды от нормальной, тем более изменчивыми становились виды. По данным Л. А. Невесской (1971), это хорошо видно, например, при сравнении четвертичных карангатских (бассейн находился в довольно широкой связи со Средиземным морем, соленость была около 30‰) и посленовоэвксинских (бассейн был в затрудненной связи с нормальноморскими водами, соленость 17—18‰ и ниже) двустворчатых моллюсков. У первых изменчивость меньше или по всем признакам (Donax trunculus L., Chione gallina L.) или по большинству их [Chlamys glabra (L.), Donax venustus Poli], реже изменчивость по одним признакам меньше, а по другим больше [Spisula subtruncata (Costa)]. В одном и том же полуморском бассейне более эвригалинные виды обычно были более изменчивыми, чем менее эвригалинные. Еще более изменчивыми являлись солоноватоводные виды. При этом повышенная изменчивость солоноватоводных форм выступает только при сравнении коэффициентов вариаций для видов в целом (Невесская, 1967), тогда как сравнение изменчивости для отдельных, даже наиболее изменчивых популяций разных видов не выявило этой тенденции.

В сарматском бассейне также различные виды характеризовались различной внутривидовой изменчивостью. По размаху изменчивости среди них можно выделить сравнительно мало изменчивые. Так, у видов Loripes и Abra изменчивость формы раковины была приблизительно такой же, как у представителей тех же родов в Черном море. У широко изменчивых представителей Paphia и Donax изменчивость была несколько больше, чем у черноморских видов тех же родов. Наконец, у самых изменчивых видов Cerastoderma и Mactra изменчивость была гораздо более высокой, чем у черноморских представителей тех же родов (Ильина и др., 1976, табл. 70).

Л. Ш. Давиташвили (1970) неоднократно подчеркивал существование у неогеновых моллюсков Паратетиса массовой направленной изменчивости под влиянием изменившихся условий среды. Однако не все данные подтверждают это положение. Как указывалось, у ряда популяций, подвидов и видов сарматского подрода Cerastoderma (Plicatiforma) некоторые признаки претерпевали изменения в общем в определенном направлении (что видно по соответствующему смещению средних величин), так что здесь можно говорить о направленной изменчивости. В результате у видов этого подрода общее число ребер в раннем и среднем сармате уменьшилось от 29 до 9, а на заднем поле — от 7 до 3. Однако у одновременно существовавших с ними (и нередко в одних сообществах) представителях C. (Obsoletiforma) изменчивость по тем же признакам была ненаправленной (Парамонова, 1971, рис. 6, 7).

В заключение необходимо сказать о явлениях аналогической (по Дарвину) или гомологической (по Вавилову) изменчивости, отмечаемой среди неогеновых двустворчатых моллюсков у представителей одного рода или у видов генетически близких родов. Ярким примером тому является, как отмечал Давиташвили (1970), сходство сарматских и акчагыльских кардиид и мактрид, возникшее на основе гомологической изменчивости. Сходство это в ряде случаев столь велико, что некоторые авторы, начиная с Андрусова (1902) и поныне (Али-Заде, 1967), полагают, что акчагыльская фауна происходит непосредственно от сарматской, пережившей длительный промежуток времени (около 7 млн. лет) в небольших азилях. Многие авторы, начиная с Н. Ю. Успенской (1931), объясняют сходство этих фаун гомеоморфией. Имеющиеся морфологические различия между сарматскими «предками» и акчагыльскими «потомками», по нашему мнению, также противоречат выводам об их непосредственном родстве (Парамонова, 1977), что подтверждается и изучением микроструктуры раковины (Попов, 1977). Широкое развитие гомеоморфии у двустворчатых моллюсков в неогеновых полузамкнутых и замкнутых бассейнах Восточного Паратетиса на основе гомологической изменчивости обусловлено сходной генетической основой родоначальных видов, приходивших неоднократно из области Средиземноморья, и дальнейшим их развитием в сходных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Али-Заде А. А. 1967. Акчагыл Туркменистана, т. 2. М., «Недра», стр. 1–229.

Андрусов Н. И. 1891. О характере и происхождении сарматской фауны. Горн. ж., т. 1, № 2, стр. 241–280.

Андрусов Н. И. 1902. Die südrussische Neogenablagerungen. Th. 3. Sarmatische Stufe (Fortsetzung und Schluss). Зап. СПб. минерал. о-ва, т. 39, стр. 337–495.

Багдасарян К. Г. 1974. Параллельная изменчивость и гомеоморфия у некоторых миоценовых кардиид. Сообщ. АН ГССР, т. 76, № 3, стр. 741–744.

Белокрыс Л. С. 1963. Об эволюции сарматских мактрид в Борисфенском заливе. Палеонтол. ж., № 1, стр. 13–34.

Давиташвили Л. Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси, «Мецниереба», стр. 1–255.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Сельхозгиз, стр. 85–450.

Жгенти Е. М. 1968. К вопросу об изменчивости сарматских митилид. В сб.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии, вып. 4. Тбилиси, стр. 5–19.

Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Л., «Недра», стр. 1–404.

Зеликман А. Л. 1966. Незаслуженно забытые идеи Ч. Дарвина в области изменчивости организмов. Генетика, № 3, стр. 142–153.

Иванова И.-Н. В. 1973. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления. «Наука», стр. 1–156.

Ильина Л. Б., Невесская Л. А. и Парамонова Н. П. 1976. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 155, стр. 1–248.

Левонтин Р. 1978. Генетические основы эволюции. М., стр. 1–351.

Майр Э., Линсли Э. и Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М., стр. 1–352.

Мамаев С. А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. «Наука», стр. 1–283.
Невесская Л. А. 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 105, стр. 1–390.
Невесская Л. А. 1967. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. Палеонтол. ж., № 4, стр. 17–34.
Невесская Л. А. 1971. К классификации древних замкнутых и полузамкнутых водоемов на основании характера их фауны. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 130, стр. 258–278.
Невесская Л. А. 1975. Состояние изученности групп органического мира: двустворчатые моллюски. Ч. 1,2. М., стр. 1–748.
Парамонова Н. П. 1971. О внутривидовой изменчивости некоторых раннесарматских кардиумов. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 130, стр. 246–257.
Парамонова Н. П. 1977. К систематике сарматских и акчагыльских кардиид (Bivalvia). Палеонтол. ж., № 3, стр. 65–74.
Попов С. В. 1977. Микроструктура раковины и систематика кардиид. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 153, стр. 1–122.
Сидорова Н. П. 1960а. К систематике сарматских мактрид. Палеонтол. ж., № 2, стр. 85–96.
Сидорова Н. П. 1960б. К вопросу об эволюции замка сарматских мактрид. Палеонтол. ж., № 3, стр. 7–14.
Станчинский В. В. 1927. Изменчивость организмов и ее значение в эволюции. Смоленск, стр. 1–54.
Успенская Н. Ю. 1931. Cardiidae акчагыла. Тр. Главн. геологоразв. упр., вып. 121, стр. 3–28.
Филипченко Ю. А. 1934. Генетика мягких пшениц. М.– Л., стр. 1–262.
Шварц С. С. 1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. Зоол. ж., № 12, вып. 3, стр. 417–433.
Яблоков А. В. 1966. Некоторые проблемы изучения изменчивости животных. Ж. общ. биол., т. 27, № 2, стр. 177–190.
Dall W. H. 1898. Contribution to the Tertiary fauna of Florida. Trans. Wagner Free Inst. Sci. Philad., vol. 3, p. 675–676.
Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge. (*Майр Э.* 1968. Зоологический вид и эволюция. М., стр. 1–597).
Schnitter H. 1922. Die Najaden der Schweiz. Rev. Hydrol. (suppl.), Bd, 2, S. 1–200.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
30 VI 1978